植物分类学报 37(4):369～385(1999)
Acta Phytotaxonomica Sinica

壳斗科的地质历史及其系统学和植物地理学意义*

周浙昆
(中国科学院昆明植物研究所 昆明650204)

Fossils of the Fagaceae and their implications in systematics and biogeography

ZHOU Zhe-Kun
(*Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract The fossil history of the Fagaceae from China and its systematic and biogeographic implications are discussed based on revisionary studies of the fossil records. No creditable macrofossil record of the Fagaceae exists in the Cretaceous deposits and all the Cretaceous microfossil reports remain equivocal and require further study. The Paleocene fossils show the appearance and diversification of the two groups corresponding to the subfamilies Fagoideae and Castaneoideae *sensu* Nixon. By the Eocene, all modern genera had been present. The oldest fagaceous fossils represent subfamily Fagoideae with affinities to the extant genus *Trigonobalanus*. The leaf fossil genus *Berryophyllum*, with affinities to *Quercus* subg. *Cyclobalanopsis*, has been documented by the early Eocene and might have occurred earlier than other fossils assignable to *Quercus*. The appearance of evergreen sclerophyllous *Quercus* with entire leaves might have occurred earlier than those with toothed leaves. Deciduous, urticoid-leaved oak fossils (*Quercus* subg. *Quercus* sect. *Quercus*) had not appeared until the Miocene. Fossil equivalents of *Trigonobalanus*, *Castanopsis* and *Lithocarpus* had occurred in Europe and North America by the early Tertiary, suggesting that continuous distributions were achieved via the northern hemisphere land bridges. Three groups of evergreen sclerophyllous oaks of apparent close phylogenetic relationships occurred in the Hengduan mountains, the Mediterranean area and northwestern North America. Their fossil forms have become dominant elements of those vegetation zones since the Miocene. A shared fossil history indicates a possible biogeographic boundary formed by the ancient Mediterranean. The evidence suggests that the oaks might arrive in North America during two distinct geologic periods: evergreen sclerophyllous entire-leaved oaks appeared by the Early Tertiary, whereas the deciduous oaks with urticoid leaves appeared in the Late Tertiary.

Key words Fossil history; Biogeography; Fagaceae; Systematics

摘要 在收集整理现有壳斗科化石资料的基础上,讨论了壳斗科及其各属的起源时间、地史分布和地史演替过程以及这些化石资料在系统学和植物地理学上的意义。白垩纪尚无壳斗科可靠的大化石记录,微化石需要进一步研究才能确定亲缘关系以及古新世壳斗科已经分化出两个类群。从以上这些事实推论壳斗科起源于白垩纪晚期,而壳斗科现代各属出现的时间应不晚于古新世。最早发现的壳斗科化石和现代栗亚科和水青冈亚科在形态结构上非常相似,这一事实表明,壳斗科分为两个亚科的观点更接近

* 国家自然科学基金资助项目和中国科学院生物科学与技术研究特别支持费项目。
1998-02-13收稿,1999-02-12收修改稿。

客观事实。在水青冈亚科中,三棱栎类的化石最早出现;在栎属中,青冈亚属更接近祖先类群;在地史中全缘栎类较具齿栎类出现早,粗齿的落叶栎类出现最晚。三棱栎属、栲属和石栎属的化石在老第三纪出现于北美和欧洲的事实说明,北美、欧洲和东亚在老第三纪时有一个相通的壳斗科植物区系。南美的三棱栎是通过北美进入南美的。中国横断山、欧洲地中海沿岸和北美西北部有一类形态特征相似、亲缘关系相近的硬叶栎类,它们之间有相同的地质演替历史,它们现代分布边界可能就是古地中海的边界。美洲的栎类有两个来源,常绿硬叶栎类是通过古地中海沿岸而经北美-欧洲陆桥到达的,落叶栎类则是在中新世以后通过白令海峡到达的。

关键词 化石历史; 地理分布; 壳斗科; 系统演化

壳斗科是北半球热带、亚热带和温带森林的主要树种,是最大的、最重要的木本植物之一,共8属1047种(Govaerts & Frodin, 1998)。在北半球森林生态系统中起着举足轻重的作用。在地史上,壳斗科从第三纪起,一直是北半球各地质时代地层中的优势分子之一。深入研究壳斗科的地质历史,不仅对壳斗科的系统演化和现代分布格局成因的研究有重要意义,而且也是理解北半球森林植物区系的起源演化和发生发展过程的一把钥匙。

自从 Colani (1920)研究中越铁路沿线第三纪地层,首次报道了中国地层中的壳斗科植物化石起,就不断出现中国壳斗科植物化石的报道(周浙昆,1993,1992a,1992b; 宋之琛等,1986; 陶君容,1986; 陶君容,陈明洪,1984; 耿国仓,陶君容,1982; 郭双兴,1978; 李浩敏,郭双兴,1976; 徐仁等,1973; Hu & Chaney, 1940; Colani, 1920)。1978年出版的《中国新生代植物》总结了1976年以前发现壳斗科植物化石,计5属35种。(《中国新生代植物》编写组,1978)。其后又有大量壳斗科化石被发现和报道。至此,除三棱栎属 *Trigonobalanus* Forman 之外的所有中国壳斗科的现有属,包括水青冈属 *Fagus*、栗属 *Castanea*、栲属 *Castanopsis*、石栎属 *Lithocarpus* 和栎属 *Quercus*(广义包括青冈属)在地史中都有发现和报道,种的数目也达到了62种之多(表1),壳斗科成为中国被子植物化石最丰富的科。化石种的数目虽然仅是现生中国壳斗科种数的18.8%,但反映了壳斗科的地质历史,是理解壳斗科起源、演化和现代分布格局形成不可忽视的材料。本文将分析讨论这些化石记录,辨其真伪,为探讨壳斗科的起源演化提供一条可寻的线索。笔者同意南水青冈 *Nothofagus* 独立为科的观点,本研究不包括该属(或该科)。

1 白垩纪的壳斗科化石记录

壳斗科的化石记录可以追溯到白垩纪。Berry (1914)报道的北美白垩统水青冈属叶化石;Ward (1905)报道了上白垩统森诺曼阶(Cenomanian)的似栎叶化石 *Quercophyllum chinka-pinense* "*chinkapinensis*" 及上白垩统的槲栎叶 *Dryophyllum*;耿国仓和陶君容(1982)报道了西藏秋乌组(上白垩统)的圆叶栎 *Quercus orbicularis* Geng;高瑞祺(1982)报道了产于松辽盆地的壳斗科大化石;郭双兴(1984)报道了晚白垩世的亚镰槲叶 *Dryophyllum subfalcatum* 。然而这些白垩纪的壳斗科大化石大多是有疑问的。白垩统水青冈属的化石仅是一块保存不佳的叶化石,描述特征与现代水青冈属相距甚远。上白垩统的槲栎叶和壳斗科没有任何亲缘关系(Wolfe, 1973)。栎属 *Quercus* 白垩纪的叶化石记录,没有一块能肯定为栎属 (周浙昆,1993)。Trelease (1921)虽然承认栎属可能存在于白垩纪的观点,但也注意到许多白垩纪的栎属化石是因为鉴定者没有找到合适的位置

而不得不将其置于栎属。因而 Wolfe(1973)在总结柔荑花序类起源时认为白垩纪壳斗科的化石记录都是不可靠的。我国白垩纪的壳斗科记录也有疑问，*Dryophyllum subfalcatum* 具腺齿、环结脉序等特征，明显不属于壳斗科(周浙昆，1996)，高瑞祺报道的栎属未定种，仅列出名录，未做详细描述也未见图版，无法辨其真伪，耿国仓和陶君容(1982)报道的西藏晚白垩世的圆叶栎，叶圆形，全缘，二级脉直为完全达缘脉序。这些叶结构特征的综合既未见于栎属或壳斗科的化石类群也未见于其现代类群。因此，这一化石是否能归入栎属或壳斗科还需进一步研究。在欧洲古植物学文献中也未见可靠的白垩纪壳斗科的化石记录(Kvacek & Walther, 1989, 1987, 1978; Mai, 1970, 1964; Krausel & Weyland, 1950)。许多文献资料已经充分肯定北美白垩纪壳斗科的化石都是不可靠的(Crepet & Nixon, 1989; Jones, 1986; Wolfe, 1973)，从现有文献资料可以断定白垩纪及其以前无可靠的壳斗科大化石记录。

除大化石外，白垩纪还有许多壳斗科花粉化石的记录。产上白垩统梅斯特利克蒂阶(Maestrichtian)的 Castaneoideae *sensu* Nixon & Crepet 是最早的壳斗科栗亚科的花粉化石，这些花粉化石具三孔沟、柱状层和具孔的外壁，与低等蔷薇类(lower Rosidae)的某些花粉很难分开(Crepet & Nixon, 1989; Chmura, 1973)，因而被认为具有壳斗科的亲缘，但尚不能肯定归属壳斗科。此外，产于桑托阶和坎佩尼阶的栗亚科花粉化石 *Tricolopotleniteo* sp.、*Cupuliferites pusillus* 的壳斗科亲缘也不能完全肯定。宋之琛等(1967)报道了产于云南勐腊晚白垩世的栎粉属花粉化石的小亨氏栎粉 *Quercoldites microhenrici* Pot.，但是这个记录没有经过电子显微镜研究，是否肯定具有壳斗科亲缘还有待于进一步的研究。因此，白垩纪壳斗科的花粉化石记录需要进一步的研究才能肯定其壳斗科的亲缘。

2 壳斗科各属的地质历史

2.1 槲栎叶复合群 *Dryophyllum* complex

槲栎叶复合群或槲栎组 *Dryophyllum* Debey et Saporta 最早被认为是壳斗科的化石属。根据 Jones & Dilcher(1988)的研究，这个化石属至少包含了 3 个不同的类群，其中包含原属模式的古胡桃叶属 *Dryophyllum* Debey et Saporta(属胡桃科)、古栗叶属 *Castaneophyllum* Jones *et al*.和古壳斗叶属 *Berryophyllum* Jones *et al*.(属壳斗科)。笔者清理了中国的槲栎叶复合群化石，有些种可归入古壳斗叶属，1 种归入古栗叶属，2 种归入栎属(周浙昆, 1996)。他们的产地、时代和分布详见表 1。古栗叶属属栗亚科(包括栗属、栲属和石栎属)，古壳斗叶属和栎属(包括青冈亚属)最接近。这两个化石属是壳斗科原始类群向现代类群的过渡类型，在中国这两个化石属最早见于始新世，在渐新世减少，中新世绝灭(周浙昆, 1996)。

2.2 水青冈属 *Fagus*

水青冈属大约 10～13 种 [Shen, 1992* (13 种)；Mabberley, 1997 (10 种)]。是北半

* Shen Chung-Fu, 1992. A monograph of the genus *Fagus* Tourn. ex L. (Fagaceae). Doctoral dissertation of the City University of New York

球温带森林的重要树种,分布于北半球温带及亚热带高山地区,欧洲2种,北美东部1种,我国5~7种,日本、朝鲜2种(张永田,黄成就,1988)。在地史上,水青冈属也有过广泛的分布,在北美、欧洲、日本和中国被发现和报道的化石有26种(Kvacek & Walther, 1989; Jones, 1986; 李浩敏,杨桂英,1984; 陶君容,杜乃秋,1982;《中国新生代植物》编写组,1978; Tanai, 1967; LaMotte, 1952)。虽然有不少晚白垩纪水青冈属的化石记录(Berry, 1923),但如前所述晚白垩纪的壳斗科化石记录都不可靠。可靠的水青冈属大化石不早于始新世(Jones, 1986;Takhtajan, 1969; Tanai, 1967)。因而可以推测水青冈属起源的时间可能是古新世早期。

定为 *Fagus chinensis* Li 产于抚顺始新世植物群的化石是中国最早的水青冈属化石。也是世界上最早、最可靠的水青冈属化石。尽管这个化石种的名称存在命名法上的技术问题,但它无疑是可归入水青冈属的。在水青冈属中,它以边缘具波状齿和三级脉较细、不清楚等特征又可归入水青冈亚属的水青冈组 subg. *Fagus* sect. *Longipetiolata* Shen。这一现代组包括了 *F. longipetiolata*、*F. brevipetiolata*、*F. bijiensis*、*F. tientaiensis* (Shen, 1992*),是分布较广、变异较大的一个现代组。它们的近缘种是分布于欧洲的 *F. sylvatica* L.和美洲的 *F. grandifolia* Ehrh.(张永田,黄成就,1988)。最早出现在美洲的可靠的水青冈属的化石是产于加拿大早渐新世的 *Fagus granulata* (Piel, 1971),水青冈属植物最早出现于欧洲的时间是渐新世(Kvacek & Walther, 1989)。它们都属于 sect. *Grandifolia* 的化石。

在新第三纪,水青冈属在中国有广泛的分布,在吉林敦化、山东临朐、云南腾冲(以上均为中新世)、江西南丰(上新世)、云南宣威(第四纪)均有发现(李浩敏,杨桂英,1984;李浩敏,郭双兴,1982;陶君容,杜乃秋,1982;张吉惠,1978;Hu & Chaney, 1940)。产吉林敦化的斯图巴山毛榉也属 Longipetiolata 组植物和产日本中-上新世的 *F. palaeocrenata* Okutsu 最接近(李浩敏,杨桂英,1984)。产江西南丰上新统的前亮叶水青冈 *Fagus praelucida* Li 和 *Fagus lucida* 最相似(李浩敏,郭双兴,1982),后者和 sect. *Grandifolia* 也非常接近。而米心水青冈亚属的化石直到第四纪才在云南宣威被发现(张吉惠,1978)。

综合以上水青冈属出现的地史顺序,水青冈属的地质历史可以总结如下:水青冈属可能起源于古新世早期;最早的可靠的水青冈属的代表是产于中国抚顺始新世的中国水青冈 *Fagus chinensis* Li;同类群的化石在欧洲出现的时间是渐新世中期,在北美出现的时间是渐新世早期。这些最早水青冈属的代表都和现代 sect. *Longipetiolata* 和 sect. *Grandifolia* 接近。因而化石证据表明,sect. *Grandifolia* 是最早出现的水青冈属植物。中新世水青冈属在中高纬度地区有广泛的分布,被报道和命名的水青冈属植物至少有15种之多。米心水青冈的化石出现的时间比较晚。

2.3 栗属 *Castanea*

栗属12种,间断分布于北温带,是组成温带落叶阔叶林的主要树种之一。由于栗属特殊的形态结构特征使其化石很难从壳斗科的其它类群中分开,如刺状全包坚果的化石

---

* Shen Chung-Fu, 1992. A monograph of the genus *Fagus* Tourn. ex L. (Fagaceae). Doctoral dissertation of the City University of New York

很难与栲属分开。研究证明，栗属的坚果不如栲属的坚硬耐磨，在欧洲原来许多被定为栗属的化石后来都被肯定为栲属(Kvacek & Walther, 1989; Kirchheimer, 1937)。栗属的叶化石与栎属麻栎组的种类，如 *Quercus variabilis*，从叶结构和气孔类型上都不易区分，真正属于栗属的化石是非常少的，在欧洲至今尚无真正的栗属化石记录(Kvacek & Walther, 1989)。

可靠的最早栗属化石产于北美东南部始新统(Crepet & Daghlian, 1980)。中新世北美、日本和中国都有栗属的化石记录。中国栗属化石有 2 个种，大叶板栗 *Castanea miomollissima* Hu et Chaney 产于山东临朐、安徽明光、云南开远中新统 (周浙昆, 1996; 李浩敏, 郭双兴, 1982;《中国新生代植物》编写组, 1978)。翁格尔栗 *Castanea ungeri* Heer. 在我国最早报道于吉林敦化中新统，以后在浙江余姚上新统又有发现(李浩敏，杨桂英, 1984; 李浩敏, 郭双兴, 1982)。翁格尔栗在美国阿拉斯加中新统和日本中新统都有分布。

2.4　栲属 *Castanopsis*

作为一个热带、亚热带分布的大属，栲属的化石属资料较少。前面提到的发现于美国田纳西始新统的 *Castanopsoidea columbiana* 是壳斗科最早的可靠代表之一，是和栲属有亲缘的化石记录。在欧洲始新统也有栲属化石的报道(Kvacek & Walther, 1989)。日本北部中新统也有栲属的记录(Tanai, 1972)。

我国栲属的化石记录始见于四川德昌上新统(郭双兴, 1978)，以后在云南腾冲、临沧、开远等地的中新统都有发现和报道(周浙昆, 1996; 陶君容, 陈明洪, 1983; 陶君容, 杜乃秋, 1982)。至今在中国发现栲属共有 6 种，因此，中国是记录栲属化石种类最多的地区。需要说明的是产于腾冲和临沧的瓦山栲和产于临沧的印度栲都用了现代种名命名化石，这并不表明这些化石就是现代种，仅凭叶的印痕化石也很难说明两者的亲缘关系。

2.5　石栎属 *Lithocarpus*

石栎属 325 种(Govaerts & Frodin, 1998)。除 *Lithocarpus densiflorus* 一种分布在美国西南部外，其余集中分布在亚洲东南部到日本南部。石栎属的化石在北美和欧洲都有报道，在北美比较可靠的化石记录是产于太平洋中新统至上新统的 *L. klamathensis* (MacGinitie) Axelord (LaMotte, 1952)，现代北美分布的 *L. densiflorus* 就被认为是这个化石类群的继续(Axelrod & Raven, 1974)。欧洲石栎的记录稍早于北美，产于德国渐新统的 *L. xonicus* Walther et Kvacek 被 Kvacek & Walther(1989)认为是可靠的石栎属化石在欧洲的记录，因为这些化石有明显的指状毛，而指状毛是石栎属的重要鉴别特征(Jones, 1986)；此外还有石栎化石产于匈牙利的始新统的报道(Andreanszky & Kovacs, 1964)。在中国最早的石栎属化石见于云南景谷渐新统，报道有 3 个种 (《中国新生代植物》编写组, 1978)，化石种狭叶柯 *L. angustus* Tao 的形态特征和现在滇南-滇中广泛分布的 *L. confinis* Huang 最相似；同一产地的针叶柯 *L. lancifolius* Wang 与狭叶柯之间在叶缘、叶基部和叶质地几方面略有差异(《中国新生代植物》编写组, 1978)，但笔者认为这种差异尚在种内变化的范围之内，故两者应做归并；另一同产地的未定种，是一化石碎片，从保存的部分来看，可以肯定属壳斗科，但还不能肯定归为石栎属。还报道中新统有两个石栎化石种。显脉石栎 *L. reniifolius* "*reniifolium*" Tao，产于云南临沧中新

统和四川米易上新统(周浙昆,1996; 陶君容,1983),小龙潭石栎(*L. xiaolongtanensis* Z. K. Zhou)产云南开远小龙潭中新统(周浙昆,1996)。在更新统也有石栎属的化石记录(刘裕生,1993)。

2.6 栎属 *Quercus*

广义的栎属包括了青冈属 *Cyclobalanopsis*,共 531 种(Govaerts & Frodin,1998),是北半球亚热带常绿阔叶林,硬叶常绿阔叶,高山灌丛及温带落叶阔叶林的优势成分。在地史上栎属也是分布最广的化石属之一,自始新世起就是北半球各植物群的主要和常见分子(周浙昆,1993)。栎属化石在现代栎属的主要分布区内均有报道。如前所述,在白垩纪晚期和古新世早期的地层中北美有许多栎属化石的报道,但是这些被定为栎属的化石均没有稳定的形态和解剖特征,难以与现代栎属比较,因而被认为是不可靠的,需要重新研究。笔者曾总结了一些栎属最早的重要化石记录(周浙昆,1993),从中可以看出:最早可靠的栎属大化石是产于北美内华达下始新统的叶部印痕和俄勒冈中始新统的叶和木材化石。发现于德国东部阿舍斯莱本(Aschersleben)中始新统的具角质层的叶化石是欧洲最早栎属化石的记录。我国抚顺始新统的菱形叶栎 *Quercus rhombifolia* 为国内发现较可靠的且时代最早的栎属叶化石。

一般认为花粉化石很难确定到属,如 Castanoid 亚科各属的化石就难于区分(Jones, 1986),但丰富的花粉化石仍可作为化石历史的佐证。栎粉属 *Quercoidites* 是一类被认为和栎属有亲缘关系的花粉化石,虽然它们和栎属确切的关系还需要进一步研究,但可以肯定栎粉属是可以和现代栎属相比较的花粉化石。以广东三水盆地为例,白垩纪地层中无栎粉属,在古新统的布心群一组中,栎粉属仅占孢粉总数的 + ~3% (+ : 仅偶有发现);在始新统下部的布心群二组中占 1% ~12% ; 而在始新统上部的三组中占 2% ~38% 。可见,从古新统到始新统栎粉属在孢粉组合中逐步增多(宋之琛等,1986)。以上事实可归纳如下: (1) 在古新世地层中迄今未发现可靠的栎属大化石; (2) 与栎属有亲缘关系并可能是其祖先类群的化石 *Berryophyllum* 始见于白垩纪晚期,盛于古新世; (3) 始新世栎属大化石已经有了较大分化; (4) 从古新世到始新世栎属花粉化石在地层中的比例逐步增多。据此推论:栎属起源的时间不早于白垩纪最晚期,也不晚于始新世早期;最有可能的起源时间是古新世早期。

北美是栎属重要的现代分布区之一,在地史上也有丰富的栎属化石记录。北美始新世的各地史时期均有丰富的栎属化石,其中最有代表性的是产于美国得克萨斯州亨茨维尔(Huatsville) 的 *Q. oligocensis*, *Q. cataheoalaensis* 和 *Q. huntsvillensis*,前两者是雄花序,原位花粉和叶化石,可以归入 sect. *Erythrobalanus* (*sensu* A. Camus) 或者 subg. *Erythrobalanus* (*sensu* Trelease); 后者可归入 sect. *Lepidobalanus* (*sensu* A. Camus) 或者是 subg. *Lepidobalanus* (*sensu* Trelease)。这表明早在渐新世北美栎属就已经有了较大的分化。北美的栎属化石非常丰富且分布广泛,自中新世就是北美植物区系中的优势分子,而且这些化石的分布都没有远离它们相对应的现代种的分布范围。

Q. wislizenii 的演化历史是北美栎属化石地史演替的一个例子。它的近缘种是 *Q. shrevel*, *Q. parvula* 和 *Q. frutescens*,这几个种的祖先可能是化石种 *Q. wislizenoides* 和 *Q. shrevoides*(Axelrod,1983),这两个化石分布于内华达州中西部。化石产地沉积环

境的研究表明，当时该地区最初是湿润环境，化石的代表种类是 *Q. shrevoides*；到了中新世晚期气候变得干旱以后，*Q. shrevoides* 就被 *Q. wislizenoides* 替代；中新世以后该地区地层中发现的栎属化石便以 *Q. wislizenoides* 为主。

这几个种替代演化的历史和分布于我国滇西北和川西南的高山栎组的化石演化历史相似。在中新世，喜马拉雅山脉尚未抬升，印度洋的暖湿气流可以直达喜马拉雅和横断山地区，该地区的气候环境以温暖湿润为主。此时，硬叶厚革质的高山栎类和常绿阔叶林的其它种类混生在一起，在群落中不占主导地位(周浙昆，1992a，1992b，1993；《中国新生代植物》编写组，1978；李浩敏，郭双兴，1976)。上新世迅速抬升的喜马拉雅山脉挡住了暖湿的印度洋气流，喜马拉雅和横断山地区的气候环境变得阴冷而干燥，适应干冷气候的高山栎类逐步成了这些地区的建群种和优势种(周浙昆，1996，1992a，1992b；陶君容，1986；陶君容，孔绍宸，1973)。

欧洲也有较丰富的栎属化石的记载，除前面讨论过的 *Q. subhercynica* 外，重要的代表还有发现于渐新世的常绿栎类。*Q. rhenana* 系一叶和带壳斗的坚果化石，这个化石种可以归入到 sect. *Erythrobalanus* (*sensu* A. Camus)。在更晚的地层中有 *Q. kubinyi* Berger，具粗齿(荨麻型齿)的落叶栎类(sect. *Quercus*)直到上新世才在欧洲出现。值得一提的是，在中新世，地中海地区也出现了一群适应干旱环境的种类，其化石代表是 *Q. mediterrranea* Unq，它的形态特征与现代种 *Q. ilex* 和 *Q. coccifera* 相似，它们的地质历史和繁盛的时间与北美加利福尼亚的 *Q. wislizenii* 以及我国横断山区的高山栎类十分相似。这表明在地史上古地中海沿岸有一个相同的栎属植物区系，古地中海退却，喜马拉雅隆起后，这个区系中适应旱生的栎属种类逐步演化成了植被中的优势分子。

印度最早的栎属化石记录见于更新世(Lakhanpal *et al.*，1976)。非洲至今未见栎属化石的报道，现代栎属在非洲也仅有很少的几个种分布于地中海沿岸国家。这说明栎属是在较晚的时候才扩散到这两个地区的。克什米尔地区早更新世下利瓦组(Lower Larewa series)产的栎属化石和我国滇西北及西藏上新世和更新世的高山栎化石非常接近，显然可归到高山栎组。中南半岛是栎属的现代分布中心，但这一地区古植物的研究工作十分匮乏，仅有 Colani(1920)报道过越南河内中新统产的青冈亚属的叶化石。日本第三纪地层也有较丰富的栎属化石，其记录始于始新世晚期，中新世以后栎属就是日本植物区系中的优势分子(Tanai, 1967)。日本栎属化石的代表主要有：青冈亚属的 *Q. huziokai* Tanai，*Q. protoacuta*，栎亚属槲栎组 sect. *Quercus* 的 *Q. miocrispula* Huzioka，*Q. protoaliena* Ozaki 等及麻栎组 sect. *Aegilops* 的种类(Tanai, 1972, 1967)。

我国的栎属化石也非常丰富，表 1 总结了各地史时期的栎属化石的分布及其对应的现代类群。我国最早的栎属花粉化石记录，见于云南勐腊和牟定的白垩纪最晚期地层(宋之琛等，1976)。这类花粉化石被定为栎粉属 *Quercoidites*，在始新世以后才开始丰富起来的。中新世以后遍及全国。在渐新世和始新世主要分布于华南和西南。我国最早的栎属大化石见于西藏昂仁县吉松上白垩世的秋乌组，被定为 *Quercus orbicularis* Geng，该化石的叶型在栎属中与高山栎最接近。但是，高山栎组植物的叶中脉大多呈"Z"字型弯曲，侧脉伸出角一般较大(60°以上)，侧脉排列不甚规则，常分叉。而 *Q. orbicularis* Geng 的中脉和侧脉直伸，不分叉；侧脉伸出角仅 45°左右，与高山栎植物明显不同。因

此，该种可能不属于栎属。另一较早的栎属大化石见于辽宁抚顺的始新统，这块定为 *Quercus rhombifolia* Li 的叶化石虽保存不完整，三级脉也不甚清楚，但其叶型和齿型非常接近栎属。然而从描述和图版看在现存种类中还找不到代表(周浙昆,1992a,1992b;《中国新生代植物》编写组,1978)。产于云南景谷渐新世的一群栎属大化石，也是目前国内较早且比较可靠的栎属大化石，这批化石共 7 种，6 种可归入青冈亚属，1 种为栎亚属的巴东栎组(表 1)。这些化石也是最早的青冈亚属记录。自渐新世青冈亚属的化石在中国云南中新统的开远小龙潭、宜良可保村、临沧芒邦、上新统的云南宣威、江西广昌、四川德昌等均有丰富的记录(表 1)(周浙昆,1992a,1992b；陶君容,陈明洪,1983；《中国新生代植物》编写组,1978；张吉惠,1978)。越南河内和日本九洲的中新统也有青冈亚属的记录(Ishida,1970；Huzioka,1963；Colani,1920)。青冈亚属的地史分布和现代分布基本吻合，主要限于东亚的热带和亚热带地区。

栎亚属的高山栎组 sect. *Brachylepides* 的化石最早见于中新世的西藏南木林植物群和云南开远小龙潭植物群。然而，这类植物的繁盛是在上新世,在中新世仅有 3 个种，到了上新世增加到了 6 种之多(表 1)，且大多集中分布在古地中海沿岸，即现在的喜马拉雅山区和横断山区。高山栎的繁盛与古地中海的退却、喜马拉雅抬升、全球性气候干燥而转凉有直接关系。系统学的研究表明,高山栎组在栎属中是较原始的类群，它们起源的时间远远早于中新世,在中新世以前这类植物在群落中不占优势，混生于常绿阔叶林中。在具南亚热带性质的开远小龙潭植物群中有高山栎的化石存在就是一个例证。中新世以后随着喜马拉雅山脉的不断抬升，古地中海退却，气候变得干燥而冷凉。这一地区的常绿阔叶林不适应气候的变化而逐渐衰退,然而由于高山栎类植物自身特有的防寒，耐旱等生理特性(被厚毛，硬叶和双层上表皮等等)，使之适应这种变化了的气候，因而成了这个地区生存竞争的优胜者(Zhou *et al*., 1995)。西藏中新世的乌龙组下段没有高山栎类的化石发现，而上段就发现了 3 种高山栎；洱源三营的上新世植物群也有 3 种高山栎，而与之相隔不远的剑川双河中新世植物没有高山栎类化石(《中国新生代植物》编写组,1978)，就是这种演化过程的两个例证。

巴东栎组 sect. *Engleriana* Hsu et Ren 最早的化石见于云南景谷渐新世植物群和宜良可保村中新世植物群。以后和各地质时代也都有这类化石的报道。该组的 *Quercus prespathulata* Li et Guo 也是横断山区中新世和上新世植物群的常见分子。麻栎组 sect. *Aegilops* 和槲栎组 sect. *Quercus* 是两个落叶的类群，最早的落叶栎类的化石见于中国和日本的中新世植物群。它们出现的时间明显比常绿栎类出现的时间要晚。在欧洲，具萼麻齿型的落叶类槲栎组直到上新世才出现。

2.7 三棱栎属 *Trigonobalanus*

三棱栎属是壳斗科中最小、也是最晚发现的属,目前仅发现 3 种。*T. doichangensis* 分布于泰国北部至云南南部，*T. verticillata* 分布于马来半岛和婆罗州,*T. excelsa* 分布于哥伦比亚。Nixon & Crepet (1989) 根椐叶着生方式、花粉形态和染色体数目不同将其分为 *Trigonobalanus*、*Formanodendron* 和 *Colombobalanus* 3 个单种属。产于美国田纳西古新统的订为 *Trigonobalanoidea americana* 的花序、花、坚果和叶化石，被认为和 *T. doichangensis* 及 *T. excelsa* 最接近(Crepet & Nixon,1989)。这些化石虽然和现代三棱栎

属有一定差距，但可以认为是现代三棱栎属的祖先。同一产地始新统产的花序、花、坚果和花粉的化石明显地表现了现代 Fagoideal (*sensu* Nixon & Crepet) 共同祖先的特征，其中某些特征也接近三棱栎属。欧洲也有三棱栎属的代表，产于欧洲中部上始新统至中渐新统的订为 *Trigonobalanus andreansykyi* Mai 就是三棱栎属的果实化石（Kvacek & Walther, 1989）。此外，订为 *Trigonobalanopsis exacantha* (Mai) Kvacek et Walther 和 *Trigonobalanopsis rhamnoides* (Rossmassler) Kvacek et Walther 虽然被 Kvacek & Walther (1989) 认为是一个新的壳斗科的绝灭属，但其形态和现代三棱栎属也有一定的相似之处。到目前为止，我国尚未发现三棱栎属的化石。

3 讨 论

壳斗科的系统演化是植物系统学讨论的一个热点。不同的作者根据不同的材料提出不同的观点(李建强，1996a，1996b；周浙昆，1995，1993，1992a，1992b；Jenkins，1993；黄成就，张永田，1992；Crepet & Nixon，1989；Nixon，1989；张永田，黄成就，1988)。本文依据化石资料，提出自己的看法。

3.1 壳斗科的起源时间

壳斗科的化石记录与其广泛的现代分布、繁多的种类和丰富的多样性相比是微不足道的，但是透过这些记录，对壳斗科起源的时间也可管中窥豹。从上文讨论的化石记录，可以看出如下事实：(1) 古新世以前的大化石记录均是不可靠的，最早的壳斗科花粉化石产于上白垩统的梅斯特利克阶(Chmura，1973)，虽然有许多白垩纪的壳斗科的花粉报道，但若是没有电子显微镜的研究，这些花粉化石并不能完全肯定确属壳斗科花粉；(2) 最可靠最早的壳斗科的大化石，产于北美古新统-始新统地层；(3)在古新统-始新统，壳斗科已经分化出两个亚科；(4)到渐新世壳斗科现代各属已出现。基于这些事实可以推论壳斗科起源的时间不晚于古新世，也不会早于白垩纪晚期，最可能的起源时间是白垩纪晚期。如果承认被子植物起源的时间是侏罗纪晚期至白垩纪早期的观点(Sun *et al*.，1998)，壳斗科在被子植物作为一个中等进化的科，其起源时间的推测与其自身在被子植物中的系统位置是相吻合的。基于壳斗科起源后迅速分化以及在始新世壳斗科各属都已经出现这些事实，可以推论壳斗科各属起源时间不晚于古新世。

3.2 壳斗科的起源地点

壳斗科现有化石资料对壳斗科的起源地没有直接指示作用，但所有壳斗科的化石均发现在古北大陆这一事实可以判断壳斗科的起源地应是在古北大陆。从现代分布看，亚洲东南部是壳斗科的一个多样化中心，这里拥有壳斗科的所有属及所有的原始类群，被许多现代植物学家认为是壳斗科的起源地(Raven & Axelord，1974；Steenis，1971；Takhtajan，1969)。但这一地区能否确定为壳斗科的起源地仍需进一步的研究。

3.3 化石记录对系统演化的提示

化石证据表明，古新世壳斗科已经分化为两个主要的类群，即古栗类(Castaneoids)和古三棱栎类(Trigonobalanoids)(Crepet & Nixon，1989)，前者可能是现代栗属、栲属和石栎属的代表，而后者则是现代三棱栎属、水青冈属和栎属(包括青冈属)的代表。这一事实支持 Nixon (1989) 依据现代类群的性状将壳斗科分为栗亚科(Castaneoideae，含

Castanea， *Chrysolepsis*， *Castanopsis*， *Lithocarpus*）和水青冈亚科（Fagoideae，含 *Trigonobalanus*, *Fagus*， *Quercus*）的观点。北美壳斗科化石历史的研究还表明，北美最早的壳斗科森林主要是由栗亚科的种类组成，其后(古新世-始新世) 出现了古栗类和三棱栎类的分异，到了渐新世以后，北美壳斗科区系由三棱栎和栎属占了主导地位，而古栗类减少。中新世三棱栎类在北美绝灭，水青冈属出现，栎属继续占主导地位(Crepet & Nixon, 1989)。北美壳斗科的这段化石历史至少给了现代壳斗科系统演化的研究这样的启示：现代植物学根据壳斗科现代类群的性状得出的栗亚科较原始的结论是正确的。

我国古新统发现的化石不多，壳斗科化石历史的记录不如北美完整，但现有的化石记录反映了和北美太致相同的化石历史。始新世我国壳斗科森林主要由古壳斗叶属 *Berryophyllum* 和古栗叶属 *Castaneophyllum* 的种类组成，前者是栎属的代表，后者是栗亚科的代表。渐新世以后我国壳斗科森林主要由栎属中的青冈亚属及栎亚属中常绿种类组成(周浙昆, 1996, 1993)，栲属和石栎属出现在纬度较低的地区。中新世以后落叶栎类才出现。在早期的化石中发现的一些绝灭类群的花序和坚果表现出栗亚科和水青冈亚科之间的过渡性状。同时，古孢粉的研究还表现了同样的过渡性状。这就充分肯定了现存壳斗科分两个亚科，两个亚科来源于共同祖先的观点(Nixon, 1989) 有充足可靠的化石证据。

壳斗科现代各属出现的时间不会早于始新世。因而，始新世及其中新世以后的化石记录可以反映各属属内的系统演化关系。栗属、栲属和石栎属的化石记录较少，还不足以讨论属内的系统关系。全球水青冈属的化石记录计 26 种左右，比现代水青冈种类要丰富得多。上文已讨论最早无疑的水青冈属化石产于中国抚顺始新统，这个定为中国水青冈的化石与现代水青冈组最为接近。在日本、欧洲和北美世代较早的水青冈属化石多为水青冈组和大叶水青冈组 sect. *Grandifolia* 的代表，而其他类群出现时间相对较晚。

栎属(包括青冈属)是壳斗科中化石类群最丰富的属。化石历史表明：古壳斗叶属是栎属最早出现的类群。其叶结构特征和角质层特征与青冈亚属最为接近(周浙昆, 1996)。因此可以认定青冈亚属是最早出现的栎属类型。在栎亚属中，全缘叶的类型出现最早，其次是半具齿的类型，荨麻齿型的类型出现最晚(周浙昆, 1993; Jones, 1986)。全缘叶的代表是高山栎组 sect. *Brachylepides*，半具齿种类的代表是巴东栎组 sect. *Engleriana*，而荨麻齿型的代表是槲栎组 sect. *Quercus*。化石证据和现代植物学独立作出的青冈亚属是栎属中最早分化的类群，在栎亚属中高山栎类最原始，巴东栎类次之，半落叶及落叶栎类较进化的结果相吻合(胡运乾等, 1995; 周浙昆, 1995, 1992a, 1992b; Crepet & Nixon, 1989; Nixon, 1989)。

3.4 地史分布对现代分布格局的作用和影响

壳斗科的大部分属第三纪有着比现在更广泛的分布。以三棱栎属为例，现在三棱栎属共 3 种，*T. doichangensis* 分布于泰国北部至云南南部，*T. verticillata* 分布于马来半岛、印度尼西亚的苏门答腊岛、加里曼丹岛和苏科威西岛，*T. excelsa* 分布于哥伦比亚(Nixon, 1989; Crepet & Nixon, 1989)。而三棱栎属的化石在美国古新世地层，欧洲始新世均有分布。三棱栎属现代分布模式的形成有两种截然不同解释，Hernandez *et al.* (1980)和 Cleff(1983) 依据海陆固定论和三棱栎属起源于东南亚的思想，认为三棱栎属起

源以后向北扩散，在上新世通过白令陆桥扩散到北美，而后沿巴拿马进入南美；但 Melville (1982) 认为现代三棱栎属的分布格局是离散分布的结果，他根据大陆漂移和离散生物地理学的原理并参考南水青冈属 *Nothofagus* 的分布模式，把三棱栎属的分布模式解释为该属从西冈瓦那大陆通过新几内亚进入印度尼西亚的西里伯斯岛和婆罗州、马来西亚和泰国，以后随板块运动和太平洋的扩张形成现代的分布格局。显然这两种假说均缺乏充足的化石证据。因为 Melville 的解释如果成立，哥伦比亚至少在白垩纪以前就应该有三棱栎属存在，事实上，充足的证据表明，三棱栎属是在第四纪才从北美扩散至哥伦比亚的。从欧洲和北美第三纪有可靠的三棱栎属化石这一事实也可以看出，三棱栎属在第三纪或以前分布就十分广泛(可能是整个古北大陆)，在晚第三纪中美洲和北美重新连接后，扩散至哥伦比亚；其后，三棱栎属由于地质地理和古气候等原因在北美和欧洲绝灭而形成了今天的分布格局。欧洲和北美在古新世至始新世有三棱栎属的化石分布，这一事实说明欧洲和北美在始新世有一个统一的植物区系。三棱栎从亚洲连续分布至美国，在更新世时从美国进入南美，这个推论有以下事实支持：在第三纪欧洲和北美均有三棱栎属的化石存在。现代横断山地区、欧洲的地中海沿岸、美国西南部至墨西哥、古巴、危地马拉至哥伦比亚有三类彼此关系十分密切的硬叶栎类。研究表明，它们有相同的化石历史(周浙昆，1993)，这说明在渐新世以前上述地区有一个相同的栎属植物区系，而栎属和三棱栎属间有最近的亲缘关系，也应有相同的植物区系的发展历史。栲属和石栎属现代主要集中分布于亚洲东南部。但在地史时期，两者都曾分布到欧洲和北美 (Kvacek & Walther, 1989; Nixon & Crepet, 1989; Crepet & Nixon, 1989)。它们和三棱栎属应该有同样的散布途径，即在亚洲东南部起源，通过欧洲散布到北美，在北美古新世至始新世地层中占了主导地位，以后在北美以上两属逐步被栎属取代，而至消亡，而仅存栲属 2 种(有人认为为 *Chrysolepis* 属)。在欧洲的栲属和石栎属也在渐新世逐步消亡，而栲属和石栎属在亚洲东部和南部得以继续发展。欧洲石栎属和栲属化石的发现表明上述推论不是空中楼阁。栎属是壳斗科中分布最广的属，现在从印度尼西亚至北半球热带亚热带和温带地区及中北美、中美和南美北部均有分布。笔者曾推论栎属起源于中国云南南部和东南部、广西南部和广东南部、缅甸、泰国、越南、老挝等地由此向北、向南扩散(周浙昆，1992b)。化石历史提示，栎属的祖先类型古壳斗属古新世和始新世在美国有分布，青冈亚属也曾分布到美国，美洲的栎属是通过两条途径由亚洲传播过去的。上述的三大类硬叶栎类是通过古地中海沿岸而后北美-欧洲陆桥传播到北美，又从北美通过墨西哥进入中美和南美的。具荨麻齿型的落叶栎类则是通过白令海峡到达北美的。化石证据表明，在中新世日本北部和西伯利亚东北部的植物区系是相似的，这个植物区系和美国阿拉斯加中新世植物区系在属甚至在种的水平上都有许多是共同的(Wolfe, 1973)。这说明在以上三个地区的植物区系在中新世有很强的一致性。在这种情况之下，落叶栎类从亚洲通过白令海峡向美洲传播是可能的。

表1 第三纪以来中国壳斗科化石的地史分布

Table 1 Distributions of the fossils of Fagaceae in China since the Teritary

Taxon	Fossil form	Related extant taxon	Geological age	Locatlity	Literature
Berryophyllum dewalqui (Sap. et Mar) Zhou	leaves	Fagoideae	Eocene	Fushun, Liaoling	WGCPC, 1978*; 周浙昆, 1996
B. parvum (Tao) Zhou	leaves	Fagoideae	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978; 周浙昆, 1996
B. relongtanense "*relongtanensis*" (Colani) Zhou	leaves	Fagoideae	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978; 周浙昆, 1996
B. yunnanense (Colani) Zhou	leaves	Fagoideae	Oligocene Miocene	Jinggu, Jianchuan, Yunan	WGCPC, 1978; 周浙昆, 1996
B. cf. saffordii Jones et Dilcher	leaves	Fagoideae	Miocene	Jianchuan, Yunnan	WGCPC, 1978; 周浙昆, 1996
B. sp.	leaves	Fagoideae	Eocene	Zhanghua, Shandong	李浩敏,郭双兴, 1982
Castaneophyllum fushunense (Chen et Wang) Zhou	leaves	Castaneoideae	Eocene	Fushun, Liaoling	WGCPC, 1978; 周浙昆, 1996
Castanea miomollissima Hu et Chaney	leaves	*Castanea*	Miocene	Linqu, Shandong; Mingguan, Anhui; Kaiyuan, Yunnan	WGCPC, 1978
C. ungeri Heer	leaves	*Castanea*	Pliocene	Yuyao, Zhejiang	李浩敏,郭双兴, 1982
Castanopsis ceratacantha Rehd. et Wils	leaves	*Castanopsis*	Miocene	Tengchong, Lincang, Yunnan	陶君容,杜乃秋,1982; 陶君容,陈明洪,1983
C. indica A. DC.	leaves	*Castanopsis*	Miocene	Lincang, Yunnan	陶君容,陈明洪, 1983
C. anningensis Guo	leaves	*Castanopsis*	Pliocene	Dechang, Miyi, Sichuan	郭双兴,1978; 周浙昆,1996
C. miocupidata Matsuo	leaves	*Castanopsis*	Pliocene	Kaiyuan, Yunnan	周浙昆, 1996
C. predelavayi Zhou	leaves	*Castanopsis*.	Miocene Pliocene	Kaiyuan, Yunnan; Miyi, Sichuan	周浙昆, 1996
C. cf. jucunda	leaves	*Castanopsis*	Pliocene	Miyi, Sichuan	周浙昆, 1996
Lithocarpus angustus Tao	leaves	*Lithocarpus*	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
L. miyiensis Zhou	leaves	*Lithocarpus*	Pliocene	Miyi, Sichuan	周浙昆, 1996
L. reniifolius "*reniifolium*" Tao	leaves	*Lithocarpus*	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
L. xiaolongtanensis Zhou	leaves	*Lithocarpus*	Miocene	Kaiyuan, Yunnan	周浙昆, 1985**
L. sp.	leaves	*Lithocarpus*	Pleistocene	Bose, Guangxi	刘裕生, 1993

Cont.

Taxon	Fossil form	Related extant taxon	Geological age	Locatlity	Literature
Fagus chinensis Li	leaves	*Fagus* sect. *longipetiolata*	Oligocene Miocene Piocene	Fushun, Liaoling; Teng-chong, Yunnan; Miyi, Sichuan	WGCPC, 1978; 陶君容，杜乃秋，1982; 周浙昆，1996
F. engleriana Seem	cupule	*F. engleriana*	Pleistocene	Xuanwei, Yunnan	张吉惠，1978
F. praelucida Li	leaves	*F. lucida*	Piocene	Nanfeng, Jiangxi	李浩敏，郭双兴，1982
F. stuxbergi Tanai	leaves	*Fagus* sect. *longipetiolata*	Miocene	Huichun, Jilin	李浩敏，杨桂英，1984
Quercus rhombifolia Li	leaves	subg. *Quercus*	Eocene	Fushun, Liaoling	WGCPC, 1978
Q. decora Tao	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. haugi Colani	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. latifolia Li	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. parachampionii Chen et Tao	leaves cupule	subg. *Cyclobalanopsis*	Oligocene Pliocene Pliocene-early Pleistocene	Jinggu, Yunnan; Miyi, Sichuan; Xuanwei, Yunnan	WGCPC, 1978; 周浙昆，1996; 张吉惠，1978
Q. parahekferiana Chen et Tao	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. haugii Colanii	leaves	*Quercus* sect. *Engleriana*	Olligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. paraschottkyana Wang et Liu	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Oligocene Miocene Oliocene	Jinggu, Yunnan; Lincang, Yunnan; Miyi, Sichuan	WGCPC, 1978; 陶君容，陈明洪，1984; 周浙昆，1996
Q. simulata Knowlton	leaves	subg. *Cyclbalanopsis*	Oligocene	Jinggu, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. dissimifolia Geng	leaves	sect. *Aegilops*	Miocene	Lingqu, Shandong	WGCPC, 1978
Q. miovariabilis Hu et Chaney	leaves	sect. *Aegilops*	Miocene	Lingqu, Shandong	Hu and Chaney, 1940; WGCPC, 1978
Q. miocrispula Huzioka	leaves	sect. *Quercus*	Miocene	Dunhua, Jilin	李浩敏，杨桂英，1984
Q. premonimotricha Tao	leaves	sect. *Barchylepides*	Micene Pliocene	Kaiyuan, Yunnan; Lanping, Yunnan; Eryuan, Yunnan; Yongpin, Yunnan; Miyi, Sichuan	WGCPC, 1978; 陶君容，1986; 周浙昆，1993
Q. relongtanensis Colani	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Miocene	Duotan, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. sinomiocenica Hu et Chaney	leaves	sect. *Aegilops*	Miocene	Lingqu, Shandong	Hu and Chaney, 1940

Cont.

Taxon	Fossil form	Related extant taxon	Geological age	Locatlity	Literature
Q. namulingensis Li et Guo	leaves	sect. *Brachylepides*	Miocene	Namling, Xizang	李浩敏,郭双兴, 1978
Q. preguyavaefolia Tao	leaves	sect. *Brachylepides*	Miocene Pliocene	Namling, Xizang; Xixabangma, Xizang; Eryuan, Yunnan; Lanping, Yunnan; Yongping, Yunnan	李浩敏,郭双兴, 1978;徐仁等,1973; 陶君容,孔昭宸, 1973; 陶君容, 1986; 周浙昆, 1993
Q. mandraliscae Gandin	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Miocene	Kaiyuan, Yunnan	WGCPC, 1978
Q. wulongensis Li et Guo	leaves	sect. *Brachylepides*	Miocene	Namling, Xizang	李浩敏,郭双兴, 1978
Q. preagiliva Huzioka	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Miocene	Kaiyuan, Yunnan	WPGC, 1978
Q. prespathulata Li et Guo, 1978	leaves	sect. *Engleriana*	Miocene Pliocene	Namuling, Xizang; Dechang, Sichuan; Miyi, Sichuan; Lanping, Yunnan; Yongping, Yunnan; Xuanwei, Yunnan	李浩敏,郭双兴 1978; 郭双兴, 1978; 陶君容, 1986; 周浙昆, 1993; 张吉惠, 1978
Q. acutissima Seem.	leaves	sect. *Aegilops*	Miocene-Pliocene	Lincang, Yunnan	陶君容,陈明洪, 1983
Q. cf. griffithii Hook	leaves	sect. *Quercus*	Miocene-Pliocene	Lincang, Yunnan	陶君容,陈明洪, 1983
Q. consimilis Newberry	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Pliocene	Dechang, Shandong	郭双兴, 1978
Q. lancifolia Tao	leaves	sect. *Brachylepides*	Pliocene	Lanping, Yunnan	陶君容, 1986
Q. lanpingensis Tao	leaves	sect. *Brachylepides*	Pliocene	Lanping, Yunnan; Yongping, Yunnan	陶君容, 1986; 周浙昆, 1993
Q. obliquifolia Tao	leaves	sect. *Engleriana*	Pliocene	Lanping, Yunnan	陶君容, 1986
Q. preglauca Guo	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Pliocene	Dechang, Sichuan	郭双兴 Guo, 1978
Q. presenescens Zhou	leaves	sect. *Brachylepides*	Piocene	Xixabangma, Xizang; Eryuan, Yunnan; Lanping, Yunnan; Yongping, Yunnan	徐仁, 1973; 陶君容,孔昭宸, 1973;陶君容, 1986; 周浙昆, 1973
Q. cf. robur L.	leaves	sect. *Quercus*	Pliocene	Yongping, Yunnan	周浙昆, 1993
Q. cf. aegilops	leaves	sect. *Aegilops*	Pliocene	Yongping, Yunnan	周浙昆, 1993
Q. sp.	fruit & cupul	subg. *Cyclobalanopsis*	Pliocene	Guangchang, Jiangxi	李浩敏,郭双兴, 1982
Q. cf. liaotungensis	leaves	sect. *Quercus*	Pliocene	Taigu, Shangxi	WGCPC, 1978
Q. cf. angustii	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Pliocene	Miyi, Sichuan	周浙昆, 1996

Cont.

Taxon	Fossil form	Related extant taxon	Geological age	Locatlity	Literature
Q. proxyodon Zhou	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Pliocene	Miyi, Sichuan	周浙昆，1996
Q. prenigrinux Zhou	leaves	subg. *Cyclobalanopsis*	Pliocene	Miyi, Sichuan	周浙昆，1996
Q. prebaronii Zhou	leaves	*Quercus* sect. *Echiolepides*	Pliocene	Miyi, Sichuan	周浙昆，1996

* WGCPC《中国新生代植物》编写组之缩写。WGCPC is the abbrevation of The Writing Group of "Cenozoic Plants of China"

* * 周浙昆，1985. 云南中新世小龙潭植物群. 南京地质古生物研究所硕士论文.

参 考 文 献

《中国新生代植物》编写组，1978. 中国新生代植物化石，见：中国科学院北京植物研究所，南京地质古生物研究所主编，中国植物化石. 第3册. 北京：科学出版社. 42～57

刘裕生，1993. 广西百色盆地早更新世长蛇岭组植物群的古气候分析. 古生物学报，32(2)：151～168

宋之琛，李曼英，钟林，1986. 广东三水盆地白垩纪—早第三纪孢粉组合. 北京：科学出版社. 1～83

宋之琛，李曼英，黎文本，1976. 云南一些地区中生代及早期的孢粉组合. 北京：科学出版社. 25～78

张永田，黄成就，1988. 壳斗科植物摘录(II)。植物分类学报，26(2)：111～119

张吉惠，1978. 古植物. 见：西南地区古生物图册，贵州分册(二). 北京：地质出版社. 488～490

李建强，1996a. 山毛榉科植物的起源和地理分布. 植物分类学报，34(4)：376～396

李建强，1996b. 论山毛榉科植物的系统发育. 植物分类学报，34(6)：597～609

李浩敏，郭双兴，1976. 西藏南木林中新世植物群. 古生物学报，15：598～609

李浩敏，郭双兴，1982. 种子植物. 见：南京地质矿产研究所编著. 华东地区古生物图册(三)，中新生代分册. 北京：地质出版社. 280～316

李浩敏，杨桂英，1984. 吉林敦化球梨沟中新世植物群. 古生物学报，23(4)：598～609

周浙昆，1992a. 硬叶常绿高山栎类化石的分类学研究. 植物学报，34(12)：954～961

周浙昆，1992b. 中国栎属的起源演化及其扩散. 云南植物研究，14(3)：227～236

周浙昆，1993. 栎属的历史植物地理学研究. 云南植物研究，15(1)：21～33

周浙昆，1996. 槲栎叶复合群及其地史学和系统学意义. 植物学报，38(8)：666～671

胡运乾，周浙昆，李英等，1995. 栎属系统演化的分子生物学证据——六种栎属植物和三棱栎的 *rbc*L DNA 系列分析. 见：中国科学技术协会第二届青年学术年会论文集. 北京：中国科学技术出版社. 493～497

徐仁，陶君容，孙湘君，1973. 希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学和地质学上的意义. 植物学报，15(1)：103～119

耿国仓，陶君容，1982. 西藏第三纪植物群的研究. 见：青藏高原考察专集，西藏古生物. 北京：科学出版社. 110～125

郭双兴，1978. 四川西部高原上新世植物群. 古生物学报，18(6)：547～560

郭双兴，1984. 松辽盆地晚白垩世植物. 古生物学报，23：85～90

陶君容，孔昭宸，1973. 云南洱源三营煤系的植物化石群和孢粉组合. 植物学报，15：120～126

陶君容，杜乃秋，1982. 云南腾冲新第三纪植物群及其时代. 植物学报，24(3)：273～281

陶君容，陈明洪，1983. 横断山南部—云南临沧地区新生代植物群. 见：横断山考察专集(一). 昆明：云南人民出版社. 74～95

陶君容，1986. 横断山区中段—兰坪新第三纪植物化石群及其意义。见：横断山考察专集，第二集. 北京：北京人民出版社. 58～65

高瑞祺，1982. 松辽盆地白垩纪被子植物花粉的演化. 古生物学报，21(2)：217～224

黄成就,张永田, 1992. 壳斗科植物摘录(五).广西植物,12(1):1~2

Andreanzsky G, Kovacs E, 1966. Der Verwandtschaftskreis der Eichemfer Unteroligozanen Flora von Kiseged bei Eger (Oberungarn). Egri Muz Evk, 2:7~42

Axelrod D I, 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary Province. Ann Missouri Bot Gard, 70:629~657

Axelrod D I, 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Ann Missouri Bot Gard, 63: 280~334

Berry E W, 1914. The Upper Cretaceous and Eocene floras of South Carolina and Georgia. US Geol Surv Prof Pap, 84: 1~200

Chmura C A, 1973. Upper Cretaceous (Campanian-Maestrichtian) angiosperm pollen from the Western San Joaquin Valley, California, U.S.A. Palaeontographica B, Palaeophytol, 141:89~171

Colani M M, 1920. Etude sur les flores Tertiargres de quelques gisments de Yunnan. Bull Surv. Geol. I' Indochin, 8(1):1~524

Crepet W L, Daghlian C P, 1980. Castaneoid inflorescences from the middle Eocene of Tennessee and the diagnostic value of pollen (at the subfamily level) in the Fagaceae. Amer J Bot, 67: 739~757

Crepet W L, Nixon K C, 1989. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications. Amer J Bot, 76(6): 842~855

Govaerts R, Frodin D G, 1998. World Checklist and Bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae and Ticodendraceae). London: The Royal Botanic Gardens, Kew. 201~204

Hernandez C G, Lozano C J, Henao S J E, 1980. Hallazgo del genero *Trigonobalanus* Forman, 1962 (Fagaceae) en el Neotropico-Ⅱ. Caldasia, 13: 9~43

Hu H H, Chaney R W A, 1940. Miocene flora from Shantung Province, China. Palaeont. Sin. New Sec. A, 1:1~265

Hzioka K, 1963. The Utto flora of northeastern Honshu. Geol. Surv. Ann Mem Publ, 1: 153~216

Ishida S, 1970. The Noreshi flora of Note Peninsula, central Japan. Kyoto Univ Faculty Sci Mem Geol Min, 37(1): 1~22

Jenkiins R M, 1993. The origin of the Fagaceous cupule. Bot Rev, 59:81~111

Jones J H, 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. Ann Missouri Bot Gard, 73: 228~275

Jones J H, Dilcher D L, 1988. A study of the "*Dryophyllum*" leaf forms from the Paleocene of southeastern North America. Palaeontographica B, 208:53~80

Kirchheimer F, 1937. Beitrage zur Kenntnis der Flora des baltischen Bernsteins 1. Beih Bot Centralbl B, 57: 441~484

Krausl R, Weyland H, 1950. Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiarer Blätter 1. Palaeontographica B, 91:7~92

Kubitzki K, 1993. The Families and Genera of Vascular Plants; Vol Ⅱ. Flowering Plants: Dicotyledons Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Berlin: Springer-Verlag. 301~309

Kvacek Z, Walther H, 1987. Revision der mitteleuropäischen tertiären Fagaceae nach blattepidermalen Charakteristiken. 1. *Teil-Lithocarpus* Blume. Feddes Repert, 98: 637~652

Kvacek Z, Walther H, 1989. Paleobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary. Pl Syst Evol, 162: 213~229

Mabberley D J, 1997. The Plant-Book. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 132~630

Mai D H, 1964. Die Mastixioideen-Floren im Tertiar der Oberlausitz. Palont Abh B, 2:1~192

Mai D H, 1970. Die tertiaren Arten von *Trigonobalanus* Forman (Fagaceae) in Europa. Jahrb Geol, 3: 281~409

Lakhanpal R N, Maheshwaro H K, Awasthi N, 1976. A catalogue of Indian fossil plants (1881~1970). Lucknow: Prem Printing Press. 1~318

LaMotte R S, 1952. Catalogue of Cenozoic plants of North America through 1950. Mem Geol Soc Amer, 51: 105~301

Melville R, 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the Fagaceae. Bot J Linn Soc, 85: 75～88

Nixon K C, 1989. Origin of Fagaceae. In: Crane P R, Blackmore S eds. Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, Vol 2: "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special Volume No. 40B, Oxford: Clarendon Press. 23～43

Piel K M, 1971. Palynology of Oligocene sediments from central British Columbia. Cand J Bot, 49:1885～1920

Raven P H, Axelrod D I, 1974. Angisoperm biogeography and past continental movements. Ann Missouri Bot Gard, 61:539～673

Sun G, Dilcher D L, Zheng S-L, Zhou Z-K, 1998. In search of the first flower: A Jurassic angiosperm, Archaefructus, from northeast China. Science, 282(5394): 1601～1772

Steenis C G G J Van, 1971. *Nothofagus*, key genus of plant geography in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea, 19:65～98

Takhtajan A, 1969. Flowering plants: Origin and Dispersal. Edinburgh: Oliver and Boyd Ltd. 1～204

Tanai T, 1967. Tertiary floras change in Japan. Sappore: Hokkaido Univeristy Press. 317～334

Tanai T, 1972. Tertiary history of vegetation in Japan. In: Graham A ed. Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Company. 235～255

Trelease W, 1918. The ancient oaks of America. Mem Brooklyn Bot Gard, 1:492～501

Ward I F, 1905. Status of the Mesozoic floras of the United States. US Geol Surv Pap, 2:1～616

Webb S D, 1967. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. Paleobiology, 2: 220～234

Wolfe J K, 1973. Fossil forms of Amentiferae. Brittonia, 25:334～335

Zhou Z-K, Wilkinson H, Wu Z-Y, 1995. Taxonomical and evolutionary implication of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgenus *Quercus* from China. Cathaya, 7:1～34